美洲斑潜蝇蛹期化学环境对成虫嗅觉定向的影响

喻国辉[1]，程　萍[2]，张文庆[1]，古德祥[1]，张古忍[1*]
（1. 中山大学生物防治国家重点实验室/昆虫学研究所，广州　510275；
2. 珠海市农业科学研究中心，广东珠海　519075）

摘要：将美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* Blanchard 蛹分别暴露于 3 种植物挥发物——芳樟醇、β-子丁香烯和 3-己烯-1-醇，羽化后用 Y 形嗅觉仪测定雌成虫对相应挥发物的定向反应。蛹期暴露于 3-己烯-1-醇后羽化的雌成虫趋向该化合物的比率(37.7%)和平均反应时间(21.5 s)，与对照组(30.4%，35.0 s)差异不显著；β-子丁香烯处理组雌成虫选择该化合物的比率(46.2%)与对照组(42.0%)差异不显著，但平均反应时间(21.0 s)却显著短于对照组(41.5 s)。蛹期经芳樟醇处理后雌成虫选择该化合物的比率(52.9%)显著高于对照组(28.4%)，平均反应时间(19.5 s)也显著短于对照组(34.5 s)。以芳樟醇为处理化合物的进一步研究表明，蛹发育早期是诱导成虫产生定向反应的敏感时期。将 1、3、5、7 日龄蛹分别暴露于芳樟醇 48 h 后，只有 1 日龄组蛹羽化的雌成虫趋向芳樟醇的比率(54%)显著高于对照组(26%)；但 1、3、5 日龄组蛹羽化的雌成虫对芳樟醇的平均反应时间均显著短于对照组。此外，蛹期暴露于芳樟醇的持续时间也影响雌成虫对该化合物的定向反应，2 日龄蛹分别暴露于芳樟醇 24、48、72、96 和 120 h 后，只有处理时间大于 72 h 的雌成虫选择该化合物的比率才显著高于对照组；但所有处理组羽化雌成虫的平均反应时间均显著低于对照组。由此推断，美洲斑潜蝇蛹期经历的化学环境会影响成虫的嗅觉定向反应。

关键词：美洲斑潜蝇；植物挥发物；化学环境；蛹期；成虫定向行为
中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2005)01-0068-06

Influence of chemical environment in pupal stage on the olfactory orientation of adults in *Liriomyza sativae* Blanchard

YU Guo-Hui[1], CHENG Ping[2], ZHANG Wen-Qing[1], GU De-Xiang[1], ZHANG Gu-Ren[1*] (1. State Key Laboratory for Biological Control & Institute of Entomology, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China; 2. Zhuhai Agricultural Sciences Research Center, Zhuhai, Guangdong 519075, China)

Abstract: The pupae of *Liriomyza sativae* Blanchard were exposed to three plant volatiles, i.e., linalool, 3-hexen-1-ol and β-caryophyllene, respectively. The orientation ratio (OR) and average responding time (AR) of female adults emerged from the treated pupae to the treatment compounds were investigated with Y type olfactometer. There was no significant difference in OR and AR to 3-hexen-1-ol between the treatment (OR, 37.7%; AR, 21.5 s) and control (OR, 30.4%; AR, 35.0 s). Although there was no significant difference in OR to β-caryophyllene between the treatment (46.2%) and control (42.0%), AR in the treatment (21.0 s) was significantly shorter than in the control (41.5 s). Both OR (52.9%) and AR (19.5 s) of the emerged females to linalool in the treatment were significantly different from that of the control (OR, 28.4 %; AR, 34.5 s). The further experiments with linalool indicated that the early developmental stage of pupae was susceptible to the chemical environment of pupae. After 1, 3, 5 or 7 day(s) old pupae were exposed to linalool for 48 h, only OR (54%) of females from 1 day old treatment was significantly higher than that of the control (26%), but AR of females from 1, 3, 5 day(s) old treatments were significantly shorter than that of the control. Both OR and AR of the females were also influenced by exposure time. After 2 day(s) old pupae were exposed to linalool for 24, 48, 72, 96, and 120 h, only OR of the females from 72, 96, and 120 h treatment were significantly higher than that of the control. AR of the females from all treatments were significant shorter than that of the control. It is therefore inferred that the chemical environment in pupal stage could influence the olfactory orientation of

基金项目：国家自然科学基金项目(30270137)；广东省自然科学基金团队项目(E039254)
作者简介：喻国辉，男，1976 年生，湖北武汉人，博士，从事昆虫生态与害虫生物防治研究
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：ls43@zsu.edu.cn
收稿日期 Received：2004-06-30；接受日期 Accepted：2004-12-22

adult females in *L. sativae*.

Key words: *Liriomyza sativae*; plant volatile; chemical environment; pupal stage; adult orientation behavior

Hopkins(1917)在观察黑山大小蠹 *Dendroctonus monticolae* Hopkins 时发现成虫表现出偏嗜幼虫期寄主的现象，这种寄主选择偏嗜现象是广泛存在的，但引起这种现象的原因却有不同，或天生，或获得性遗传，或来自经历(Barron, 2001)。对黑尾果蝇 *Drosophila melanogaster* 的研究表明其幼虫期的联系性学习经历(Tully *et al*., 1994)和成虫早期的化学经历均能够对成虫的行为产生影响(Barron and Corbet, 1999)，但全变态昆虫蛹期的经历是否能够影响成虫行为尚不清楚，Sandoz 等(2000)以意蜂 *Apis mellifera* 作为研究对象对这一问题进行了探索，但没有测定到羽化成虫行为的改变。

新入侵的广食性害虫美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* Blanchard 在我国对多种蔬菜和花卉的生产形成严重的威胁，它在寄主选择过程中，表现出对豆科植物的偏嗜现象(刘箐和蒋玉文，1998；林进添等，1998)。进一步研究发现，幼虫期取食不同寄主发育而来的美洲斑潜蝇成虫嗅觉行为有所差异，成虫只能够显著分辨幼虫期寄主植物的气味和对照空气，而不能显著区分其它寄主植物的气味和对照空气(喻国辉，2004)，这种现象暗示嗅觉学习过程可能影响了美洲斑潜蝇成虫的嗅觉定向行为，但美洲斑潜蝇成虫通过何种途径获得对寄主植物气味的记忆尚不清楚。

根据美洲斑潜蝇对豆科植物的偏嗜性，我们选择了豆科植物 3 种挥发性化合物，即芳樟醇(linalool)，3-己烯-1-醇(3-hexen-1-ol)和 β-子丁香烯(β-caryophyllene)，分别将美洲斑潜蝇蛹暴露于这 3 种植物挥发物，测定羽化的雌成虫对相应处理挥发物的选择比率与平均反应时间，来研究美洲斑潜蝇的蛹期化学经历是否能够影响成虫的定向行为。芳樟醇存在于花的香味中(Knudsen *et al*., 1993)，并能为蜜蜂所学习和记忆，但健康的利马豆 *Phaseolus lunatus* 和大豆 *Glycine max* 挥发物中不含芳樟醇，只有当利马豆和大豆受到昆虫为害时，才会合成这种挥发物(Boland *et al*., 1992; Dicke *et al*., 1990; Xu, 2003)；3-己烯-1-醇是一种绿叶性气味(Müller and Hilker, 2000)，为健康大豆植株的正常挥发物(Xu, 2003)；β-子丁香烯在健康大豆的挥发物中含量稀少，但受机械损伤和植食性昆虫为害诱导后大量产生(Xu, 2003)。

1 材料与方法

1.1 供试虫源和化合物

美洲斑潜蝇在珠海市农业科学研究中心温室中使用白丝瓜 *Luffa cylindrical* (L.)或 12 号菜豆 *Phaseolus valgaris* L.饲养，在幼虫期将叶片摘下，平铺在搪瓷托盘中(以湿纱布和塑料袋保湿覆盖)，置于人工气候箱中饲养(24 ± 1℃，RH 80% ± 10%，光周期 12L:12D)。化蛹后取出，置于指形管中，用棉球塞住备用。

试验用的植物挥发物芳樟醇、β-子丁香烯和 3-己烯-1-醇(纯度 > 99%)均购自 SIGMA 公司，用分析纯正己烷作为稀释用溶剂。

1.2 美洲斑潜蝇蛹期暴露于不同化合物对成虫定向行为的影响

用菜豆叶饲养美洲斑潜蝇幼虫，化蛹后，取 2 日龄蛹置于洁净的玻璃试管(长 20 cm，口径 2 cm)中，每管 20 头，分别加入 1 μl 浓度为 $1:10^4$ (v/v)的芳樟醇、β-子丁香烯和 3-己烯-1-醇，每组 10 个试管，处理 72 h 后，将蛹分别移入另一洁净的试管中，置于人工气候箱，成虫羽化后立即区分雌雄，对未交配的雌虫喂以 10% 蜂蜜液，用 2 日龄雌虫进行嗅觉反应测定。以未处理的同源蛹羽化的成虫作为对照。

1.3 蛹在不同发育阶段期暴露于芳樟醇对成虫定向行为的影响

用丝瓜饲养美洲斑潜蝇幼虫为研究对象，在 1.1 所述条件下，丝瓜上饲养的美洲斑潜蝇蛹的发育历期大约为 9 d。将收集到的蛹分为 4 组，分别为 1、3、5 和 7 日龄的蛹。每组处理 48 h 后，将蛹取出，处理方法同 1.2，用于比较不同发育期蛹暴露于芳樟醇对羽化成虫定向行为的影响程度。

1.4 蛹暴露于芳樟醇不同时间对成虫定向行为的影响

以丝瓜上饲养的美洲斑潜蝇为研究对象，将 2 日龄蛹分为 5 组，用芳樟醇分别处理 24、48、72、96 和 120 h。处理结束后，将每组蛹取出，另换洁净的试管并置于人工气候箱中羽化。

1.5 嗅觉定向反应的测定

用自行设计的“Y”型嗅觉仪测定美洲斑潜蝇雌成虫对单组分气味的嗅觉反应。用正己烷稀释待测

化合物[1:10^5(v/v)],取 50 ml 稀释液滴加在脱脂棉上作为味源,将 50 μl 正己烷滴加在同样体积的脱脂棉上作为对照。每次至少测定 50 头雌虫。每测 10 头雌虫,调换两臂的方向,并在"Y"型嗅觉仪上方平行放置 40W 日光灯,以消除光线对昆虫行为的影响。测定于每日 8:30 ~ 17:00 进行。每次测定前,将嗅觉仪洗净后于 120℃烘干。记录雌虫对味源的产生反应时间和最终选择进入味源端的虫数,每头昆虫观察 5 min,5 min 后仍然停留在释放臂的记作无反应。

1.6 数据分析

在结果分析中,以选择味源雌虫的百分数和对味源作出反应的平均时间作为嗅觉定向的评价指标。选择味源雌虫的百分率是指进入味源的虫数和受试总虫数之比;对味源作出反应的平均时间是所有选择味源雌虫的反应时间的平均数。使用两个样本频率假设检验对处理和对照间选择味源雌虫的百分率进行 t 检验(李春喜等,2001),对反应时间使用方差分析和多重比较,检验处理组和对照组成虫在嗅觉定向行为上的差异显著性。

2 结果

2.1 蛹期暴露于不同化合物对雌性成虫定向行为的影响

美洲斑潜蝇 2 日龄蛹分别暴露于 3 种不同的化合物后,羽化的雌成虫对各化合物的定向反应和平均反应时间见表 1。蛹期暴露于 3-己烯-1-醇 72 h 后羽化的雌成虫选择 3-己烯-1-醇的百分率和平均反应时间与对照组差异不显著。蛹期暴露于 β-子丁香烯 72 h 后羽化的雌成虫选择 β-子丁香烯的百分率和对照相比没有显著差异,成虫对 β-子丁香烯的平均反应时间却显著短于对照。蛹期暴露于芳樟醇 72 h 后羽化的雌成虫对芳樟醇的选择百分率极显著高于对照,对芳樟醇作出定向反应的平均时间显著低于对照。

表 1 美洲斑潜蝇 2 日龄蛹暴露于不同化合物 72 h 后羽化的雌成虫对相应化合物的定向反应

Table 1 Orientation of *L. sativae* female adults emerged from 2 days old pupae exposed to different compounds for 72 h in olfactometer

供试化合物 Compound tested	成虫定向率 Orientation ratio (%)		反应时间 Responding time (s)	
	处理 Treatment	对照 CK	处理 Treatment	对照 CK
3-己烯-1-醇 3-hexen-1-ol	37.7 a	30.4 a	21.5 ± 5.3 a	35.0 ± 6.4 a
β-紫丁香烯 β-caryophyllene	46.2 a	42.0 a	21.0 ± 5.6 a	41.5 ± 5.6 b
芳樟醇 Linalool	52.9 A	28.4 B	19.5 ± 4.2 a	34.5 ± 5.3 b

注 Notes: 表中数据是平均值 ± 标准误(*SE*),数据后有不同大、小写字母分别表示差异显著($P < 0.01$)和显著($P < 0.05$);后同。The data in the table indicate mean ± *SE*, and those followed by different capital and small letters differ significantly at $P < 0.01$ or $P < 0.05$, respectively. The same for the following tables and figures.

有鉴于此,进一步研究蛹期暴露于芳樟醇对成虫行为的影响。

2.2 不同日龄的蛹暴露于芳樟醇对成虫行为的影响

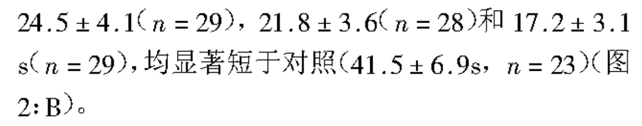
图 1(A)表明,1 日龄蛹暴露于芳樟醇 48 h 后羽化的雌成虫有 54.0%选择芳樟醇,极显著高于对照(26.0%)($P < 0.01$)。3、5、7 日龄的蛹暴露于芳樟醇 48 h 后羽化的雌成虫选择芳樟醇的比率分别为 42.0%,41.4%,44.0%,与对照没有显著差异。因此,蛹期暴露诱导的成虫定向作用主要发生在蛹发育早期,发育后期处理的诱导作用不明显。

1、3、5 和 7 日龄蛹暴露于芳樟醇 48 h 后,羽化的雌成虫对芳樟醇作出定向反应的平均时间分别为 15.3 ± 2.5(n = 27)、18.4 ± 4.4(n = 21)、25.0 ± 5.2(n = 24)和 51.5 ± 6.0 s(n = 22)(图 1:B)。其中,1、3、5 日龄蛹经处理后,所得成虫的平均反应时间显著短于对照(41.5 ± 6.9 s, n = 23);在发育 1 至 5 日龄之间,随着发育时间的延长,羽化的雌成虫对芳樟醇的平均反应时间相应延长,以发育 1 日龄的反应时间最短。

2.3 2 日龄蛹暴露于芳樟醇的时间对成虫定向行为的影响

蛹期处理时间长短也影响羽化的雌成虫对芳樟醇的定向行为。2 日龄蛹分别处理 24 h 和 48 h 后,雌成虫选择芳樟醇的比率分别为 30.0%和 42.4%,与对照(26.0%)差异不显著。分别暴露于芳樟醇 72、96 和 120 h 后,羽化的雌成虫对芳樟醇的选择率分别为 58.0%、56.0%和 58.0%,均显著高于各自的对照(72 h, $P < 0.01$; 96 h, $P < 0.05$; 120 h, $P < 0.01$),但三者之间差异不显著(图 2:A)。

2 日龄蛹，经芳樟醇处理 24、48、72、96 和 120 h 后，羽化的成虫对芳樟醇作出定向的平均反应时间分别为 24.5 ± 6.2（n = 15），22.7 ± 2.9（n = 22），



24.5 ± 4.1（n = 29），21.8 ± 3.6（n = 28）和 17.2 ± 3.1 s（n = 29），均显著短于对照（41.5 ± 6.9s，n = 23）（图 2：B）。

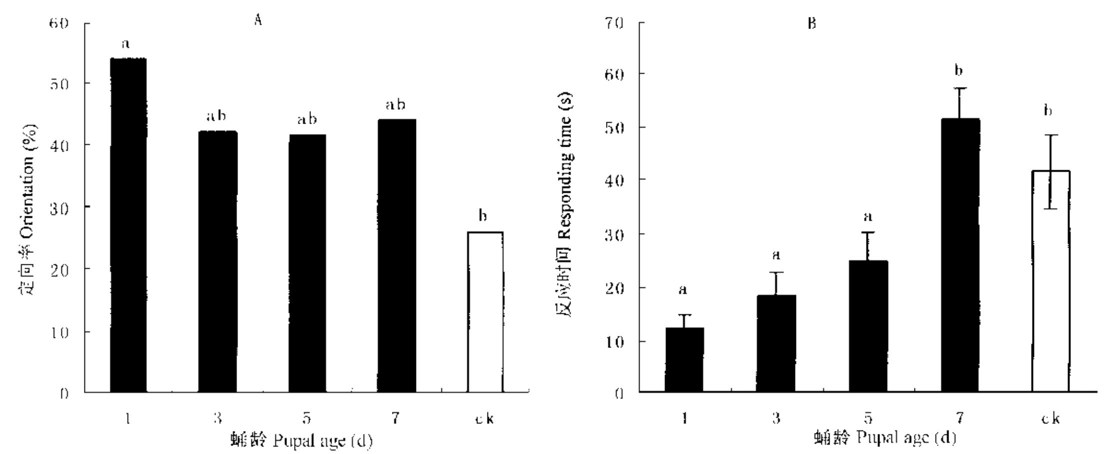


图 1　不同日龄的蛹暴露于芳樟醇 48 h 后羽化的雌成虫对该化合物的定向率（A）和反应时间（B）

Fig. 1　Orientation rate（A）and responding time（B）of *L. sativae* female adults emerged from the pupae with different ages exposed to linalool for 48 h

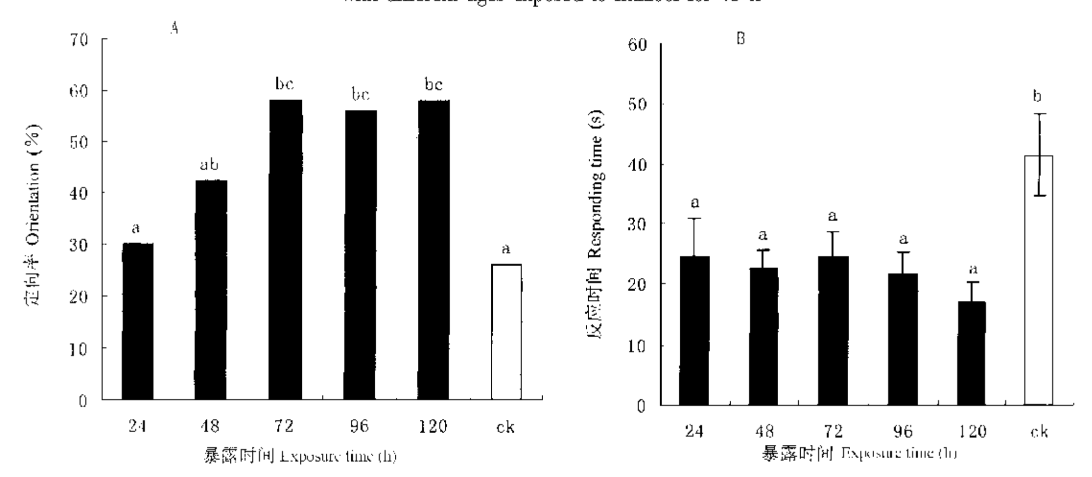


图 2　2 日龄蛹暴露于芳樟醇不同时间后羽化的雌成虫对该化合物的定向率（A）和反应时间（B）

Fig. 2　Orientation rate（A）and responding time（B）of *L. sativae* adult females emerged from 2 days old pupae exposed to linalool for different times

3　讨论

我们的研究结果表明，美洲斑潜蝇蛹期的化学环境能够影响羽化雌成虫的嗅觉定向行为。虽然蛹期暴露于 3-己烯-1-醇和 β-子丁香烯不能显著影响雌成虫对这些气味的趋向反应，但可以减少成虫对 β-子丁香烯作出定向反应的时间。Kessler 和 Baldwin（2001）报道用芳樟醇处理茄科植物 *Nicotiana attenuata* Torr. *ex* Wats.，不仅能够减少五点天蛾 *Manduca quinquemaculata*（Haworth）成虫在该植物上的产卵量，也显著减少了幼虫的数量。但美洲斑潜蝇蛹暴露于芳樟醇后，羽化的雌成虫表现出对该化合物更大的趋性，这可能暗示着这种广食性昆虫的成虫能够对蛹期化学环境的特殊成分产生记忆，以减少对寄主植物搜索所需要的时间。

本文的研究结果也表明，可能在蛹的发育前期存在诱导敏感期，而且，对成虫行为的影响程度还受到暴露时间长短的影响。这和蜜蜂在蛹期不能被芳樟醇诱导产生定向行为的结果（Sandoz *et al.*，2000）不同。在蜜蜂中，嗅觉神经系统在羽化后 4～8 天内存在一个关键时期，在这个时期，嗅觉系统对环境变化表现出强烈可塑性（Masson *et al.*，1993），通过早期接触芳樟醇，可以提高嗅觉成熟成虫对芳樟醇的趋向反应。本研究发现美洲斑潜蝇 1 日龄蛹暴露于芳樟醇 48 h 可以显著影响羽化雌成虫对芳樟醇的

嗅觉趋向,而3、5、7日龄蛹暴露于芳樟醇48 h则不足以对成虫嗅觉定向行为产生显著影响,如果要诱导显著的定向行为改变,则需要延长和气味接触的时间。

Hopkins将黑山大小蠹表现出来的对寄主偏嗜现象解释为昆虫在幼虫期将寄主植物的信息保留在中枢神经系统,并通过变态传递到成虫,对成虫行为产生影响(Dethier, 1954; Corbet, 1985; 刘树生等, 2003)。Hopkins对这种现象的解释,即Hopkins寄主选择原理(Hopkins' host-selection principle)在后来的研究中受到了质疑,Corbet(1985)提出了"化学遗赠假说"(chemical legacy),他认为成虫的这种行为与幼虫期的经历和"记忆"无关,而是幼虫期寄主或生境的信息遗留在昆虫蛹壳内、外,成虫羽化时首先接触这些遗赠的化学信息,这种短暂的经历对其后的行为产生影响(Barron, 2001; 刘树生等, 2003)。近年来的研究表明,幼虫期的某些记忆确实可以传递到成虫,并对成虫行为造成影响(Tully *et al*., 1994; Rietdorf and Steidle, 2002; Rayor and Munson, 2002; Akhtar and Isman, 2003),但"化学遗赠"的影响却更加广泛。本研究结果虽然无法排除"化学遗赠"的影响,但至少可以说明蛹期的化学环境对成虫的定向行为具有一定的影响。

本研究仅着眼于单一植物挥发物对美洲斑潜蝇的影响。在自然条件下,美洲斑潜蝇接触的是混合相的植物挥发物,美洲斑潜蝇对混合相的植物挥发物的反应怎么样?这种通过暴露对环境信号获得的记忆能够持续多久?这些工作需要进一步深入研究。

致谢 作者对华南农业大学徐涛博士,珠海市农业科学研究中心谢河山先生以及陈继敏小姐所提供的帮助表示感谢。

参考文献(References)

Akhtar Y, Isman MB, 2003. Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *J. Chem. Ecol*., 29: 1 853 – 1 870.

Barron AB, 2001. The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J. Insect Behav*., 14: 725 – 737.

Barron AB, Corbet SA, 1999. Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. *Anim. Behav*., 58: 621 – 628.

Boland W, Feng Z, Donath J, Gäbler A, 1992. Are acyclic C_{11} and C_{16} homoterpenes plant volatiles indicating herbivory? *Naturwissenschaften*, 79: 368 – 371.

Corbet SA, 1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol*., 10: 143 – 153.

Dethier VG, 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, 8: 33 – 54.

Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H, De Groot H, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acraine predator-prey interactions. involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol*., 16: 381 – 396.

Hopkins AD, 1917. A discussion of C. G. Hewitt's paper on "Insect Behaviour". *J. Econ. Entomol*., 10: 92 – 93.

Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 292: 2141 – 2144.

Knudsen JT, Tollsten L, Bergström LG, 1993. Floral scents: a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry*, 33: 253 – 280.

Li CX, Wang ZH, Wang WL, 2001. Biological Statistics (2nd ed.). Beijing, Science Press. 56 pp. [李春喜,王志和,王文林, 2001. 生物统计学(第二版). 北京:科学出版社. 56页.]

Lin JT, Bin SY, Ling YF, Li YH, Liu XQ, 1998. Studies on laboratory rearing of vegetable leafminer *Liriomyza sativae* Blanchard (Diptera: Agromyzidae). *Entomol. Knowl*. 35(5): 269 – 273. [林进添,宾淑英,凌远方,黎友洪,刘秀琼, 1998. 美洲斑潜蝇室内饲养研究. 昆虫知识, 35 (5): 269 – 273]

Liu Q, Jiang YW, 1998. Host selectivity of American leafminer (*Liriomyza sativae* Blanchard). *China Vegetable*, (1): 1 – 4. [刘箐,蒋玉文, 1998. 美洲斑潜蝇寄主选择性研究. 中国蔬菜, 1: 1 – 4]

Liu SS, Jiang LH, Li YH, 2003. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of host foraging. *Acta Entomol. Sinica*, 46(2): 228 – 236. [刘树生,江丽辉,李月红, 2003. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. 昆虫学报, 46(2): 228 – 236]

Masson C, Pham-Delègue MH, Fonta C, Gascuel J, Arnold G, Nicolas G, Kerszberg M, 1993. Recent advances in the concepts of adaptation to natural odour signals in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Apidologie*, 24: 169 – 194.

Müller C, Hilker M, 2000. The effect of green leaf volatile on host plant finding by larvae of a herbivorous insect. *Naturwissenschaften*, 87: 216 – 219.

Rayor LS, Munson S, 2002. Larval feeding experience influences adult predator acceptance of chemically defended prey. *Entomol. Exp. Appl*., 104: 193 – 201.

Rietdorf K, Steidle JLM, 2002. Was Hopkins ringt? Influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granaries* (Coleoptera, Curculiodiae). *Physiol. Entomol*., 27: 223 – 227.

Sandoz JC, Lalol D, Odoux JF, Pham-Delègue MH, 2000. Olfactory information transfer in the honeybee: compare deficiency of classical conditioning and early exposure. *Anim. Behav*., 59: 1 025 – 1 034.

Tully T, Cambiazo V, Kruse L, 1994. Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *J. Neurosci*., 16: 68 – 74.

Xu T, 2003. Herbivore-induced plant chemical defense. Ph. D. Dissertation, State Key Laboratory for Biological Control & Institute of

Entomology, Zhongshan University, Guangzhou. 47 – 57.［徐涛, 2003. 虫害诱导的植物防御.中山大学博士论文. 广州. 47 – 57］

Yu GH, 2004. Host selection and olfactory learning behavior of vegetable leafminer, *Liriomyza sativae* Blanchard (Diptera: Agromyzidae). Ph. D. Dissertation, State Key Laboratory for Biological Control & Institute of Entomology. Zhongshan University, Guangzhou. 34 – 47.［喻国辉, 2004. 美洲斑潜蝇寄主选择和嗅觉学习行为研究. 中山大学博士论文. 广州. 34 – 47］

（责任编辑：袁德成）